植物分类学报 37(2):125~130(1999)
Acta Phytotaxonomica Sinica

鹅观草和簇毛麦属间杂种的形态学和细胞遗传学研究*

周永红 伍碧华 傅体华 郑有良
(四川农业大学小麦研究所 都江堰 611830)

Morphology, fertility and cytogenetics of intergeneric hybrid between *Roegneria kamoji* Ohwi and *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy (Poaceae: Triticeae)

ZHOU Yong-Hong WU Bi-Hua FU Ti-Hua ZHENG You-Liang
(*Triticeae Research Institute*, *Sichuan Agricultural University*, Dujiangyan 611830)

Abstract The intergeneric hybrids between *Roegneria kamoji* Ohwi and *Dasypyrum villosum* (L.)Candargy were successfully obtained by means of embryo culture *in vitro*. Studies on morphology, fertility and chromosome pairing behavior in meiosis of the parents and their hybrid F_1 were carried out in the present work. The results showed that: (1) there were obvious morphological differences between *R. kamoji* and *D. villosum*, and spikes of F_1 plants were morphologically intermediate between the two parental species; (2) the seed set of the cross was 11.63%; the hybrid plant was infertile, which indicated that strong reproductive isolation existed between the parents and *R. kamoji* and *D. villosum* were independent biological species; (3) The somatic chromosome number in root-tips of F_1 hybrids was 28. Chromosome pairing at MI of PMCs in F_1 hybrids was quite low. The meiotic configuration was 26.72 Ⅰ + 0.62 Ⅱ + 0.02 Ⅲ, which indicated that very low homoeology was detected between the St, H, Y genomes of *R. kamoji* and the V genome of *D. villosum*, and the relationship between the parental species was remote.

Key words *Roegneria kamoji*; *Dasypyrum villosum*; Intergeneric hybrid; Meiosis; Genome; Chromosome pairing; Relationship

摘要 通过幼胚离体拯救培养,成功地获得鹅观草 *Roegneria kamoji* Ohwi (2n=6x=42, StStHHYY)和簇毛麦 *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy (2n=2x=14, VV) 属间杂种,对这两个种及其杂种 F_1 的形态学、繁育学和减数分裂配对行为进行了研究。结果表明:(1)鹅观草和簇毛麦形态差异极大,杂种 F_1 的形态特征介于父母本之间;(2)杂交结实率低,为 11.63%;经幼胚组织培养,获 2 株杂种苗;杂种 F_1 高度不育,表明亲本间存在极强的生殖隔离,是独立的生物学种;(3)杂种 F_1 体细胞染色体数目为稳定的 28 条,减数分裂中期Ⅰ染色体配对很低,其构型为:26.72Ⅰ+0.62Ⅱ+0.02Ⅲ。表明鹅观草的 St、H、Y 染色体组与簇毛麦的 V 染色体组部分同源性很低,它们的亲缘关系较远。

关键词 鹅观草;簇毛麦;属间杂种;减数分裂;染色体组;染色体配对;亲缘关系

鹅观草 *Roegneria kamoji* Ohwi 系小麦族鹅观草属 *Roegneria* 的六倍体多年生物种 (2n=6x=42),广布于中国、日本和朝鲜,染色体组为 StStHHYY (Wang *et al*.,1994; 卢宝荣等,1988; Sakamoto,1964)。簇毛麦 *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy 为小麦族簇

* 1997-12-25 收稿,1998-10-19 收修改稿。

毛麦属 *Dasypyrum* (Cosson & Durieu)T. Durand 的一个二倍体一年生物种 (2n=2x=14),产于南欧、地中海、巴尔干-小亚细亚,染色体组为 VV (Frederiksen,1991; Löve,1984)。根据形态的相似性,一些学者把簇毛麦放在小麦属 *Triticum*、山羊草属 *Aegilops*、黑麦属 *Secale* 和冰草属 *Agropyron* 的附近 (West *et al*., 1988; Sakamoto,1973)。然而杂种 F_1 花粉母细胞中 *D. villosum* 与二、四和六倍体小麦的 ABD 以及黑麦 *S. cereale* 的 R 染色体组不存在或存在很低的染色体配对 (Lucas & Jahier,1988; Jan *et al*.,1986; Blanc *et al*.,1983; Halloran,1966; Kihara,1937),与带芒草 *Taeniatherum caput-mudusae* (L.) Nevski 的 T 染色体组不存在染色体配对 (Frederiksen & Bothmer,1989)。这说明簇毛麦的 V 染色体组与 A、B、D、R、T 的同源性低或不存在同源性,与 St、H、Y 染色体组的同源性目前尚不清楚。

本文报道了簇毛麦与鹅观草的人工合成杂种及其减数分裂中期Ⅰ染色体的配对行为。旨在探讨 *R. kamoji* 和 *D. villosum* 之间的可杂交性以及杂种减数分裂过程。同时希望通过对杂种减数分裂中期Ⅰ染色体配对行为的分析,探明这两个亲本种染色体组间的部分同源关系,即 *R. kamoji* 的 St、H、Y 三个染色体组之间的部分同源关系以及 St、H、Y 染色体组与 *D. villosum* 的 V 染色体组的部分同源程度,评价它们的亲缘关系。

1 材料和方法

簇毛麦 *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy 由 E. R. Sears 提供;鹅观草 *Roegneria kamoji* Ohwi 采自四川都江堰,种植于四川农业大学小麦研究所。

对鹅观草进行人工去雄,套袋。两天后,授与新鲜簇毛麦花粉粒,进行杂交。14 天后取其杂种,统计杂交结实率。并在超净工作台下剥取幼胚,在伍碧华和孙根楼(1995)的培养基上进行离体幼胚拯救培养。待杂种幼苗长出后,移栽于室外盆内。杂种和亲本孕穗期取其幼穗用卡诺氏Ⅱ液(酒精:氯仿:冰醋酸=6:3:1)固定,2%醋酸洋红染色,压片,观察照相,统计亲本及杂种 F_1 花粉母细胞(PMC)减数分裂中期Ⅰ(MI)染色体配对行为。C-值,即平均染色体臂配对频率(The mean arm pairing frequency)的计算按 Kimber *et al*. (1981) 的方法。对杂种 F_1 和亲本花粉粒用 I_2-KI 饱和水溶液染色,检查花粉活力。统计自然状态下的结实率。

对杂种 F_1 和双亲的 24 个形态性状,观察测量,计算出其平均值和标准差,进行比较分析。

亲本及杂种 F_1 的凭证标本存于四川农业大学小麦研究所标本室(SAUTI)。

2 结果分析

2.1 杂种 F_1 的产生

鹅观草为母本,簇毛麦为父本,人工去雄。杂交穗数为 5,授粉 86 朵小花,获得 10 粒发育较好的幼胚种子,结实率为 11.63%。10 粒幼胚经培养基上进行离体培养,得到 2 株幼苗,成苗率为 20%。

2.2 杂种 F_1 和亲本主要形态学特征

杂种 F_1 和亲本形态学特征(图版Ⅰ:A,B)24 个性状观测统计的平均值列于表 1。

表 1 杂种 F_1 和亲本主要形态学特征比较

Table 1 Comparison of morphological characteristics among the parental species and their F_1 hybrid

特征 Characters	鹅观草 *R. kamoji*	簇毛麦 *D. villosum*	杂种 F_1 *R. kamoji* × *D. villosum*
生长习性 Habit	多年生 Perennial	一年生 Annual	多年生 Perennial
株高 Height(cm)	106.40±10.78	92.25±9.29	50.80±7.18
旗叶长 Length of flag leaf(cm)	21.36±2.70	15.30±1.66	12.90±4.02
顶节长 Length of top internode(cm)	38.42±3.27	27.25±2.99	22.86±8.16
穗长 Length of spike(cm)	25.18±2.28	13.01±0.69	14.88±1.54
每穗小穗数 No. of spikelets per spike	26.60±2.40	25.00±2.31	11.60±1.67
每小穗小花数 No. of florets per spikelet	8.60±0.87	4.12±0.71	5.35±0.75
小穗长(包括芒长) Length of spikelet(cm)	5.98±0.45	6.47±0.80	4.94±0.50
穗轴节长 Length of rachis node(cm)	0.85±0.20	0.18±0.02	1.00±0.28
第一颖长 Length of first glume(cm)	0.74±0.09	0.82±0.05	0.80±0.07
第一颖芒长 Length of first glume awn(cm)	0.73±0.29	4.05±1.25	1.76±0.36
第二颖长 Length of second glume(cm)	0.86±0.10	0.84±0.04	0.81±0.07
第二颖芒长 Length of second glume awn(cm)	0.92±1.22	4.17±1.24	1.87±0.48
第一颖脉数 No. of first glume vein	3.00±0.00	2.00±0.00	3.96±0.34
第二颖脉数 No. of second glume vein	4.00±0.00	2.00±0.00	4.56±0.51
第一外稃长 Length of first lemma(cm)	1.02±0.12	1.52±0.10	1.02±0.05
第一外稃芒长 Length of first lemma awn(cm)	3.98±0.18	4.67±0.83	2.83±0.72
内稃长 Length of palea(cm)	1.03±0.10	1.37±0.10	1.12±0.04
花药长 Length of anther(cm)	0.28±0.02	1.01±0.09	0.30±0.01
叶毛 Hairs on leaf	无 Glabrous	密生柔毛 Densely villose	稀疏柔毛 Sparsely pilose
穗轴边缘毛 Hairs on rachis margin	小纤毛 Ciliate	簇生长柔毛(2mm) Fascicular villose(2 mm)	小纤毛 Ciliate
颖背脉上毛 Hairs on glume vein	无毛 Glabrous	簇生长柔毛(2mm) Fascicular villose(2 mm)	稀疏柔毛 Sparsely pilose
外稃毛 Hairs on lemma	无毛 Glabrous	上部簇生长柔毛(1.5mm) Fascicular villose(1.5 mm) on the upper	上部稀疏柔毛 Sparsely pilose on the upper
内稃顶端 Top of palea	平截 Truncate	内陷 Retuse	平截 Truncate

亲本间形态差异较大，杂种 F_1 外形偏于母本 *R. kamoji*。杂种 F_1 的株高、旗叶长、每穗小穗数、小穗长等都小于两亲本。在生长习性、花药长度、颖脉数、内外稃长度、内稃

顶端形态、穗轴节间长等方面趋于 *R. kamoji*,但在叶毛、穗轴边缘、颖背脉、外稃都出现柔毛,则偏于 *D. villosum*。

2.3 杂种 F_1 及亲本减数分裂行为

亲本及杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂中期Ⅰ染色体配对行为见表 2。

表 2 亲本及杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂 MI 染色体配对

Table 2 Chromosome pairing at MI of PMCs in the parents and their F_1 hybrid

亲本及杂种 F_1 Parents and F_1 hybrid	观察细胞数 No. of cells observed	染色体配对 Chromosome pairing Ⅰ	Ⅱ Total[1]	Ⅱ Rod[2]	Ⅱ Ring[3]	Ⅲ	Ⅳ	每细胞平均交叉数 Chiasmata per cell	交叉值 (C-值) Chiasmata value
R. kamoji	50	A[4]: 0.28	20.86	0.46	20.40	-	-	41.24	0.98
		R[5]: 0～2	20～21	0～2	19～21	-	-	39～42	
D. villosum	50	A: -	14.00	0.90	6.10	-	-	13.10	0.94
		R: -	7	0～4	3～7	-	-	10～14	
R. kamoji ×	60	A:26.72	0.62	0.52	0.10	0.02	-	0.75	0.05
D. villosum		R:19～28	0～4	0～4	0～3	0～1	-	0～7	

1. Total——二价体总数; 2. Rod——棒形二价体; 3. Ring——环形二价体; 4. A——平均数; 5. R——变化范围

母本 *R. kamoji* 减数分裂正常,中期Ⅰ大多数为 21 个环形二价体 (图版Ⅰ:C),平均构型为 0.28 个单价体和 20.86 个二价体(其中环形二价体为 20.40, 棒形二价体为 0.46)。父本 *D. villosum* 减数分裂也正常,中期Ⅰ为 7 个二价体 (图版Ⅰ:D),其中环形二价体为 6.10,棒形二价体为 0.90。杂种 F_1 体细胞为稳定的 $2n=4x=28$ 条染色体 (图版Ⅰ:E)。花粉母细胞减数分裂中期Ⅰ中,单价体占绝对优势,平均每细胞为 26.72 个,具 28 个单价体的细胞为 78.33%(图版Ⅰ:F),二价体频率低,平均每细胞为 0.62 个,细胞中最高二价体数目为 4 (图版Ⅰ:H)。花粉母细胞中还观察到个别细胞出现三价体,平均每细胞为 0.02 个三价体 (图版Ⅰ:G)。平均每细胞交叉数为 0.75,C-值为 0.05。后期Ⅱ出现数目不等的落后染色体,四分体中形成大量微核 (图版Ⅰ:I)。

2.4 亲本及杂种 F_1 的育性

对亲本和杂种 F_1 花粉粒通过 I_2-KI 饱和水溶液染色,检查其育性。自然条件下统计结实情况,结果见表3。两亲本的花粉育性和结实性正常,但杂种 F_1 花粉完全不育,不结实。

表 3 亲本和杂种 F_1 的花粉育性和结实性

Table 3 Pollen fertility and seed set in the parental species and their F_1 hybrid

亲本及杂种 F_1 Parents and hybrid F_1	观察花粉数 No. of pollen grains observed	花粉育性 Fertiie pollen grains No. (%)	观察小花数 No. of florets observed	结实性 Seed set No. (%)
R. kamoji	500	436 (87.20)	200	187 (93.50)
D. villosum	600	487 (81.17)	200	171 (85.50)
R. kamoji × *D. villosum*	900	0 (0.00)	2000	0 (0.00)

3 讨 论

R. kamoji 与 *D. villosum* 杂种 F_1 花粉母细胞减数分裂中期Ⅰ中，单价体占绝对优势，平均每细胞为 26.72。染色体配对频率低，平均每细胞仅有 0.62 个二价体。由于 *R. kamoji* 的 St、H、Y 染色体组与 *D. villosum* 的 V 染色体组的染色体形态大小差异不明显，故很难辨明在杂种 F_1 观察到的数量很低的染色体配对是产生于 *R. kamoji* 的 St、H、Y 或 *D. villosum* 的 V 染色体组之间同亲联会(Autosyndesis)还是 *R. kamoji* 的 St、H、Y 或 *D. villosum* 的 V 染色体组间的异亲联会(Allosyndesis)。但是，在 *R. tsukushiemsis* 的天然单倍体中观察到了 St、H、Y 染色体组之间有频率很低的配对(0.18 个二价体/细胞)(Sakamoto, 1964)，因而可推断在该杂种中所观察到的染色体配对中可能有一部分是产生于 *R. kamoji* 的 St、H、Y 染色体组之间的部分同源配对。同时杂种中还观察到极少量的三价体的存在，表明也有一部分的染色体配对是 *R. kamoji* 的 St、H、Y 与 *D. villosum* 的 V 染色体组间的部分同源配对。这极低的染色体配对表明 V 与 St、H、Y 染色体同源性极差，*D. villosum* 与 *R. kamoji* 的亲缘关系较远。

亲本和杂种 F_1 形态比较和繁育性状表明，亲本间形态差异极大，杂种 F_1 完全不育。亲本间存在极强的生殖隔离，亲缘关系较远。它们是两个独立的生物学种。

参 考 文 献

Blanco A, Simeove R, Tanzarella O A, 1983. Morphology and chromosome pairing of a hybrid between *Triticum durum* Desf. and *Haynaldia villosa* (L.) Schur. Theor Appl Genet, 64: 333～337

Frederiksen S, 1991. Taxonomic studies in *Dasypyrum* (Poaceae). Nord J Bot, 11: 135～142

Frederiksen S, Bothmer R Von, 1989. Intergeneric hybridization between *Taeniatherum* and different genera of the Triticeae, Poaceae. Nord J Bot, 9: 229～240

Halloran G, 1966. Pairing between *Triticum aestivum* and *Haynaldia villosa* chromosomes. J Heredity, 57: 233～235

Jan C C, Pace C De, McGuire P E *et al.*, 1986. Hybrids and amphiploids of *Triticum aestivum* L. and *T. turgidum* L. with *Dasypyrum villosum* (L.) Candargy. Z. Pflanzenzuchtg, 96: 97～106

Kihara H, 1937. Genomenanalyse bei *Triticum* und *Aegilops* Ⅶ. Kurze Uebersicht über die Ergebnisse der Jahre 1934～1936. Mem Coll Agric, Kyoto Univ, 41: 1～61

Kimber G, Alonso L G, 1981. The analysis of meiosis in hybrids. Ⅲ. Tetraploid hybrids. Can J Genet Cytol, 23: 235～254

Löve A, 1984. Conspectus of the Triticeae. Feddes Repert, 95: 425～521

Lucas H, Jahier J, 1988. Phylogenetic relationships in some diploid species of Triticineae: Cytogenetic analysis of interspecific hybrids. Theor Appl Genet, 75: 498～502

Lu B-R (卢宝荣), Yan J (颜济), Yang J-L (杨俊良), 1988. The studies of genome analysis and isozyme electrophoresis on the three *Roegneria* species. Acta Bot Yunnan(云南植物研究), 10(3): 261～270

Sakamoto S, 1964. Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. Ⅰ. A polyhaploid plant of *Agropyron tsukushiense* var. *transiens* Ohwi found in a state of nature. Jap J Genet, 39: 393～400

Sakamoto S, 1973. Patterns of phylogenetic differentiation in the tribe Triticeae. Rep Kihara Inst Biol, 24: 11～31

Wang R R-C, Bothmer R von, Dvorak J *et al.*, 1994. Genome symbols in the Triticeae (Poaceae). Proc. 2nd Int. Triticeae Symp. Logan, Utah, USA, 29～34

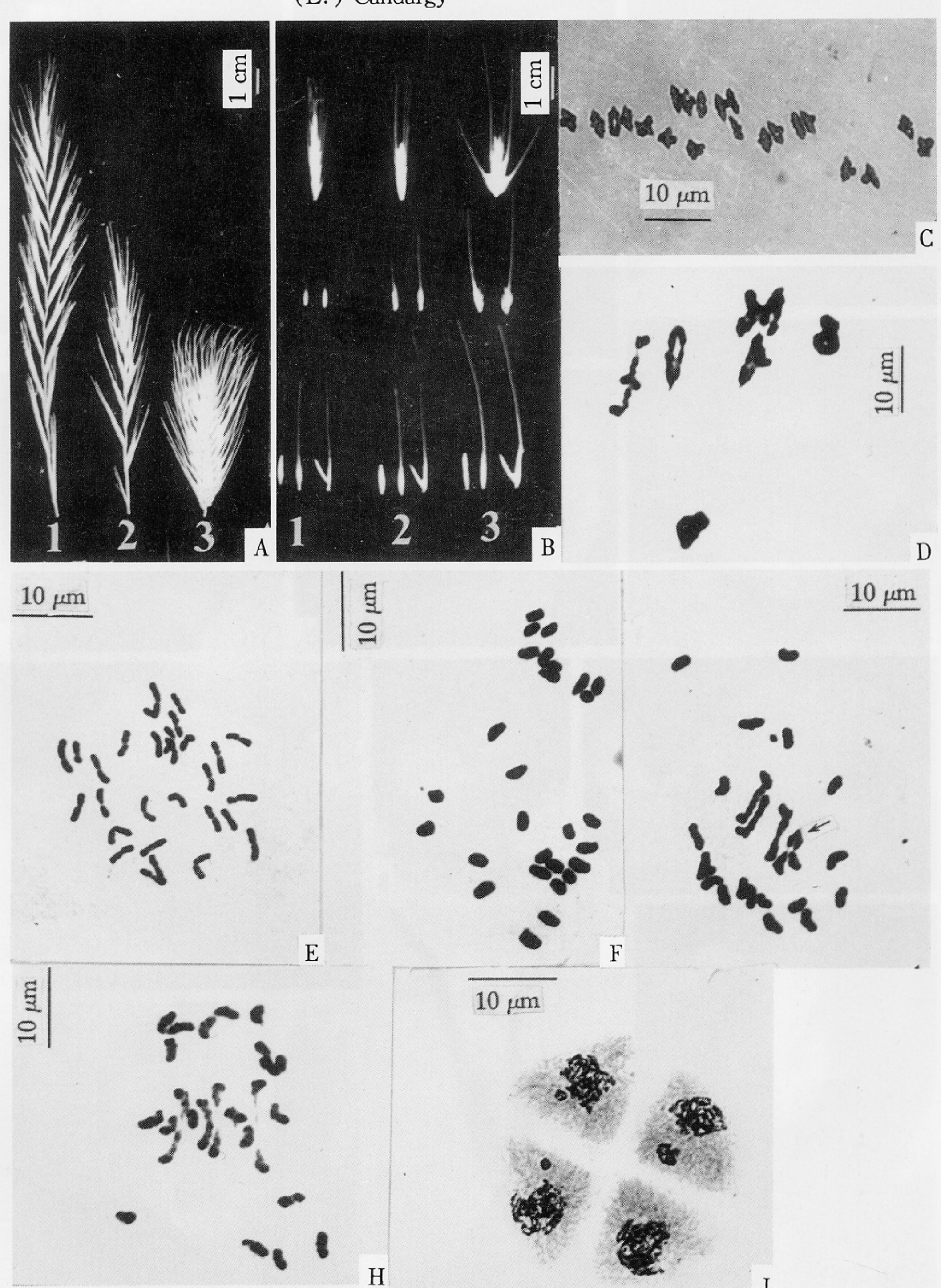
West J G, McIntyre C L, Appels R, 1988. Evolution and systematic relationships in the Triticeae, Poaceae. Pl Syst Evol, 160: 1～28

Wu B-H (伍碧华), Sun G-L (孙根楼), 1995. Study on embryo culture of interspecific and intergeneric hybrids from genus *Leymus*. Acta Bot Yunnan(云南植物研究), 17(4):445~451

图版说明 Explanation of plate

图版Ⅰ A. 鹅观草、簇毛麦及其杂种 F_1 穗部形态 1.鹅观草; 2.鹅观草×簇毛麦; 3.簇毛麦; B. 鹅观草、簇毛麦及其杂种 F_1 的小穗、颖片、外稃和内稃 1.鹅观草; 2.鹅观草×簇毛麦; 3.簇毛麦; C, D, F, G, H. 花粉母细胞减数分裂中期Ⅰ的染色体配对 C. 鹅观草, 示21个二价体; D. 簇毛麦, 示7个二价体; F. 鹅观草×簇毛麦, 示28个单价体; G. 鹅观草×簇毛麦, 示19个单价体, 3个棒形二价体和1个三价体; H. 鹅观草×簇毛麦, 示20个单价体和4个棒形二价体;E. 杂种 F_1 根尖体细胞, 示染色体数2n=28;I. 杂种 F_1 四分体,示微核。

Plate Ⅰ A. Spikes of *R. kamoji*, *D. villosum* and the F_1 hybrid 1. *R. kamoji*; 2. *R. kamoji* × *D. villosum* ; 3. *D. villosum* (Bar=1 cm); B. Spikelets, glumes, lemmas and paleas of *R. kamoji*, *D. villosum* and the F_1 hybrid 1. *R. kamoji*; 2. *R. kamoji* × *D. villosum*; 3. *D. villosum* (Bar=1 cm); C,D,F,G,H. Chromosome pairing at MI of PMCs C. *R. kamoji* with 21 bivalents; D. *D. villosum* with 7 bivalents; F. *R. kamoji* × *D. villosum* with 28 univalents; G. *R. kamoji* × *D. villosum* with 19 univalents, 3 rod bivalents and 1 trivalent (shown with arrow); H. *R. kamojix D. villosum* with 20 univalents and 4 bivalents;E. Root-tip somatic cell in hybrid F_1 with 28 chromosomes;I. Tetrads in hybrid F_1, showing micronuclei. (Bars=10 μm).



See explanation at the end of text